



Restos mandibulares de un cocodrilo marino (*Thalattosuchia*, *Metriorhynchidae*) del Llano Yosobé, en Tlaxiaco, Oaxaca, México

Jair Israel Barrientos-Lara^{a,*}, Jesús Alvarado-Ortega^b.

^a Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito de la Investigación S/N, Ciudad Universitaria, Delegación Coyoacán, Ciudad de México, 04510 México.

^b Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito de la Investigación S/N, Ciudad Universitaria, Delegación Coyoacán, Ciudad de México, 04510 México.

* j4ir@me.com

Resumen

La familia *Metriorhynchidae* (*Crocodylomorpha*) agrupa a cocodrilos marinos altamente especializados, habitantes permanentes de mar abierto y depredadores exitosos en los mares tropicales del Jurásico. Los metriorrínquidos cuentan con un amplio registro fósil en Europa y América del Sur mientras que en América del Norte sus restos son muy escasos con un par de especies descritas en el Norte y centro de México. Otros ejemplares de metriorrínquidos de afinidad incierta se han encontrado en Cuba. En este trabajo se presenta un nuevo ejemplar de metriorrínquido del Jurásico de la Formación Sabinal (*Kimmeridgian*), identificado como un *Metriorhynchinae* indeterminado con base en algunos rasgos dentales. Este ejemplar se suma a la diversidad y alta riqueza de ejemplares que ofrece la localidad del Jurásico Superior conocida como Llano Yosobé al sur de México.

Palabras clave: *Metriorhynchidae*, Yosobé, Oaxaca, Jurásico, *Kimmeridgian*.

Abstract

The Metriorhynchidae (Crocodylomorpha) gathers highly specialized marine crocodiles, permanent inhabitants of the open sea, and very efficient predators in the tropical seas of the Jurassic. These have a large fossil record in Europe and South America while in North America the metriorhynchid remains are very scarce and are limited to a couple of species found in north and central Mexico. Other specimens of this group of uncertain affinity have been found in Cuba. This work includes the description of a new metriorhynchid specimen from the Sabinal Formation (Kimmeridgian), which is identified as a Metriorhynchinae indeterminate for its dental characters. This specimen adds to the diversity and high richness of specimens offered by of the Upper Jurassic locality known as Llano Yosobé in southern Mexico.

Keywords: *Metriorhynchidae*, Yosobé, Oaxaca, Jurassic, *Kimmeridgian*.

1. Introducción

Thalattosuchia es un grupo extinto de cocodrilos marinos que forma parte de los *Crocodylomorpha* (*Archosauria*). Este infraorden representa uno de los taxa de vertebrados amniotas que durante el Mesozoico lograron abandonar tierra firme y lograron adaptarse a vivir en el mar. *Thalattosuchia* incluye dos clados, *Teleosauridae* y *Metriorhynchidae*. Los teleosauridos son organismos con

formas gráciles, extremidades cortas y placas dérmicas dorsales, que señalan que sólo alcanzaron un menor grado de adaptación a la vida marina, de manera similar a aquella que presentan los cocodrilos modernos. En cambio, los metriorrínquidos representan a organismos que lograron vivir permanentemente en el mar; así, entre otros rasgos especializados a este modo de vida, sus extremidades están modificadas en forma de aletas, poseen una cola heterocerca, sus glándulas de la sal están hipertrofiadas, llegaron a perder

la totalidad de sus osteodermos y sus arterias carótidas aumentaron su diámetro de manera notable (e.g., Fraas, 1902; Arthaber, 1906; Andrews, 1913; Hua y Buffrenil, 1996; Fernández y Gasparini, 2000; Fernández y Gasparini, 2008; Fernández y Herrera, 2009; Pol y Gasparini, 2009; Young *et al.*, 2010; Fernández *et al.*, 2011; Young *et al.*, 2012; Herrera *et al.*, 2013a).

Numerosos fósiles de la familia Metriorhynchidae han sido recuperados en depósitos sedimentarios Mesozoicos de origen marino, de edades comprendidas entre el Jurásico Medio (Bajociano) y el Cretácico Inferior (Aptiano), en múltiples localidades dentro de Europa (e.g., Alemania, Inglaterra, Francia, España) y América (Argentina, Chile, Cuba y México) (e.g. Gasparini *et al.*, 2000; Gasparini y Iturralde-Vinent, 2001; Buchy *et al.*, 2006; Young, 2006; Young *et al.*, 2011; Herrera *et al.*, 2013b; Young *et al.*, 2013b; Chiarenza *et al.*, 2015; Barrientos-Lara *et al.*, 2018). Históricamente, los cocodrilomorfos de México han sido poco significativos en estudios evolutivos y biogeográficos, en parte, debido a que su registro fósil era escaso, fragmentario y estaba geográficamente limitado a algunas localidades del norte, centro y sur del país. En los estados de Coahuila y Nuevo León se reportan especímenes indeterminados del género *Dakosaurus* y dos ejemplares de la especie *Cricosaurus saltillensis* Buchy *et al.*, 2006, todos estos fósiles provienen de afloramientos de las formaciones La Casita y La Cajita de edad Kimmeridgiano–Titoniano (Buchy *et al.*, 2007, 2013; Buchy, 2008). Por otro lado, un ejemplar de la especie *Cricosaurus vignaudi* (Frey *et al.*, 2002) fue reportado en la región de la Sierra Norte del Estado de Puebla, México. En la región de Oaxaca en el municipio de Huajuapán de León, Ferrusquía-Villafranca y Comas (1988) reportaron el hallazgo de un *Thalattosuchia* indeterminado.

En 2008, el escenario descrito arriba dio un vuelco positivo tras el descubrimiento del Llano Yosobé, un pequeño afloramiento de lutitas bituminosas pertenecientes al Kimmeridgiano de la Formación Sabinal, ubicado a las afueras del pueblo de Tlaxiaco, Estado de Oaxaca (Alvarado-Ortega *et al.*, 2014). Este ha resultado ser el sitio con la mayor concentración y diversidad de vertebrados marinos jurásicos de México, entre cuyos fósiles se cuenta con peces, ictiosaurios, tortugas, plesiosaurios y particularmente abundantes restos de cocodrilos marinos talatosuquios (Barrientos-Lara, 2013; Barrientos-Lara *et al.*, 2015, 2018; Barrientos-Lara y Alvarado-Ortega, 2018; Alvarado-Ortega y Brito, 2016; Brito *et al.*, 2017; López-Conde *et al.*, 2017; entre otros). La revisión general de los metriorrinquidos del Llano Yosobé fue abordada por Barrientos-Lara (2013); hasta el momento, de los taxa entonces descubiertos sólo se cuenta con la descripción formal de *Maledictosuchus nuyivijanan* Barrientos-Lara *et al.*, 2018. Otro cocodrilomorfo de la Formación Sabinal, el primero recuperado en México, está representado por sólo un ejemplar que fue colectado a escasos 3 km al suroeste del Llano Yosobé y descrito a principios del siglo XIX

como *Plesiosaurus (Polypticon) mexicanus* (Wieland, 1910). Recientemente, el ejemplar de Wieland, que conserva un fragmento mandibular con dientes bien conservados, fue estudiado por Barrientos-Lara *et al.* (2016), quienes concluyeron que este fragmento esquelético en realidad es de un metriorrinquido del género *Torvoneustes* Andrade *et al.*, 2010; en consecuencia, este ejemplar fue renombrado como *Torvoneustes mexicanus* Barrientos-Lara *et al.*, 2016.

El primer fósil colectado en el Llano Yosobé por los autores de este trabajo corresponde a un fragmento mandibular con dientes, aquí formalmente catalogado con el número IGM 9516. En los estudios preliminares de los vertebrados fósiles de este sitio, este ejemplar fue erróneamente identificado como un fragmento de plesiosaurio por Gutiérrez-Zamora (2011) y Barrientos-Lara (2013). Por eso, el objetivo de este trabajo es enmendar tal situación, proporcionar una descripción detallada de este ejemplar y argumentar a favor de su identificación taxonómica como una especie indeterminada de la subfamilia Metriorhynchinae.

2. Método

El ejemplar IGM 9516 descrito aquí como un metriorhynchinae indeterminado presentado en este trabajo fue extraído de un nódulo calcáreo usando técnicas de preparación mecánicas y químicas, los elementos óseos expuestos fueron cubiertos con una capa de solución de Plexigum en acetato de etilo. El ejemplar IGM 9516 está conservado en tres dimensiones y representa una mandíbula inalterada y prácticamente completa, excepto por las terminaciones posteriores de ambas ramas mandibulares y una porción media cercana a la sínfisis que no están conservados.

Abreviaciones institucionales: IGM, Colección Nacional de Paleontología Instituto de Geología UNAM, México; MUDE CPC, Museo del Desierto, Saltillo, Coahuila, México; MJCM, Museo de Ciencias Naturales y Antropológicas “Juan Cornelio Moyano” Mendoza, Argentina; MLP, Universidad Nacional de La Plata, Buenos Aires, Argentina; MOZ, Museo Provincial de Ciencias Naturales “Profesor P. Olsocher”, Zapala, Neuquén, Argentina; UANL FCT, Universidad Autónoma de Nuevo León, México, Facultad de Ciencias de la Tierra.

Nomenclaturas anatómicas: En este trabajo se utilizó la nomenclatura, así como las abreviaciones anatómicas castellanizadas de los siguientes autores: Andrews (1913), Smith y Dodson (2003) y Young (2013b).

Ejemplares comparados: Los materiales siguientes fueron examinados de primera mano para el análisis comparativo. *Cricosaurus araucanensis* (Gasparini y Dellapé, 1976): MLP 72-IV-7-1 (holotipo), cráneo completo, esqueleto poscranial; *Cricosaurus lithographicus*, Herrera *et al.*, 2013b: MOZ-PV-5787 (holotipo), cráneo completo, elementos apendiculares; *Cricosaurus saltillensis* (Buchy

et al., 2006): MUDE CPC 218 (holotipo), fragmento posterior del cráneo, fragmento posterior de la mandíbula, primeras vértebras cervicales; *Cricosaurus vignaudi* (Frey *et al.*, 2002): UANL FCT-R1 (holotipo, réplica), cráneo mandíbula y primeras vértebras cervicales; *Dakosaurus andinensis* Vignaud y Gasparini, 1996: MOZ- 6146 (holotipo), cráneo y mandíbula; *Maledictosuchus nuyivijanan* Barrientos-Lara *et al.*, 2018: IGM 4863 fragmento del rostro; *Purranisaurus potens* (Rusconi, 1948) Herrera *et al.*, 2015: MJCM PV 2060 (holotipo), parte posterior del cráneo y fragmento de mandíbula.

3. Sistemática Paleontológica

Crocodylomorpha Walker, 1970

Thalattosuchia Fraas, 1901

Metriorhynchidae, Fitzinger, 1843

Metriorhynchinae Fitzinger, 1843

Metriorhynchinae indet.

Material referido: IGM 9516, mandíbula casi completa conservada en dos partes, con una porción media cercana a la sínfisis y con los bordes terminales de ambas ramas mandibulares no conservados (Figuras 1-3).

Ocurrencia: Estrato de lutita bituminosa entre los niveles L4 y L5 que forman parte de la secuencia sedimentaria expuesta en el Llano Yosobé, al suroeste de la ciudad de Tlaxiaco, Estado de Oaxaca, México, perteneciente a la sección de edad Kimmeridgiana de la Formación Sabinal (Alvarado-Ortega *et al.*, 2014).

Descripción:

Generalidades: En general, esta mandíbula tiene forma de “Y”, en donde anteriormente la sínfisis es tan larga que comprende toda la región alveolar, y mientras que atrás, ambas ramas forman un ángulo agudo de 30°. Cada una de estas ramas mandibulares, es una estructura compacta y ligeramente curvada, tanto en vista dorsal como ventral y lateral. Por otro lado, en vista lateral, la mandíbula es sigmoidea, su parte sinfisial anterior está dirigida hacia abajo, su región media muestra un margen cóncavo, y el extremo post sinfisial está proyectado hacia arriba (Figuras 1 y 2). Cada una de las ramas mandibulares conservadas es una estructura compuesta por tres huesos estrechamente suturados entre sí, estos huesos son el esplenial, angular y dentario.

Dentario: El dentario es el hueso más grande en cada una de las ramas de la mandíbula (Figuras 1 y 2). Este hueso forma prácticamente toda la superficie lateral ventral y dorsal de la región anterior de la mandíbula. En vista dorsal, el dentario cubre una pequeña franja del borde lateral de la región post-sinfisial. Los alvéolos se abren sobre las superficies dorsales de ambos dentarios formando una hilera cercana a su borde lateral externo limitada a la región sinfisial. En vista dorsal y ventral, los bordes mediales de

los dentarios suturan con el esplenial (Figura 1C y 1E). El surco surangulodentario se extiende longitudinalmente en la parte central de la superficie lateral de ambas dentarios, es poco profundo y recto se proyecta desde el nivel del séptimo alvéolo hasta el límite posterior de la región sinfisial, después de este punto, la parte posterior de este surco no está conservada (Figura 2C y D).

Angular: Los fragmentos anteriores de ambos angulares están conservados en IGM 9516. Estos huesos están expuestos en vista ventral y parcialmente en vista lateral, son triangulares y alargados, ubicado entre el esplenial y el dentario. Los angulares superan el límite posterior de la sínfisis (Figura 1E).

Esplenial: Fragmentos anteriores de ambos espleniales están conservados en IGM 9516, el esplenial participa en la mandíbula, formando gran parte de las superficies sinfisial y ventral. En vista ventral y dorsal estos huesos tienen una forma triangular, muy larga. Los espleniales forman también parte de la superficie medial de cada una de las ramas de la mandíbula (Figura 1C y 1E). Ambos espleniales se unen entre sí a lo largo de una gran parte de la sínfisis hasta cerca del nivel del sexto alvéolo, en donde los dentarios finalmente forman la parte anterior de la sínfisis mandibular, y ocupando toda la superficie ventral de la mandíbula (Figura 1E). En vista dorsal, los bordes laterales de los espleniales suturan con los dentarios (Figura 1C), mientras que, en vista ventral, suturan en la región anterior, con los dentarios y en la región posterior con los angulares (Figura 1E). En corte transversal, los espleniales son triángulos altos en la parte anterior y hacia la región posterior de las ramas mandibulares son de forma irregulares, en este punto forman la pared lateral y el piso del canal Meckeliano.

Dentición: En IGM 9516 la rama mandibular izquierda tiene 14 dientes y la derecha 13; sin embargo, este número puede ser mayor porque hay un fragmento faltante en la porción media de la mandíbula. Los alvéolos son amplios y profundos, los anteriores son más grandes y circulares que los de la sección media y posterior. El diámetro de estas cavidades varía entre 20 a 10 mm. La distancia interalveolar es en promedio de 5 mm, lo que representa la tercera parte de la longitud promedio alveolar. En la rama izquierda de IGM 9516, los dientes están ligeramente inclinados hacia afuera y adelante (Figura 1), en la rama derecha de IGM 9516, los dientes tienen una proyección totalmente horizontal en el fragmento posterior de la mandíbula, mientras que, en el fragmento anterior, los dientes están dispuestos de manera horizontal (Figura 2A y 2C); sin embargo, se considera que esta rama se deformó durante el enterramiento y compresión del ejemplar.

Morfología dental: En IGM 9516, la mayoría de los dientes están mal conservados; sin embargo, hay algunos que conservaron el esmalte y muestran detalles finos de su morfología y ornamentación. La corona de estos dientes es curva, sus bases se orientan hacia afuera y sus ápices están curvados hacia la parte interna de la mandíbula. En corte transversal, la base de los dientes es redonda y la corona

dental muestra una forma semi-ovalada lo que representa una ligera compresión labiolingula. Los bordes mesial y distal de la corona son carenados. La superficie lingual es convexa desde su base hasta el ápice, en tanto que la superficie labial es en comparación con la superficie lingual menos convexa en la base y con una reducción notable de esta condición hacia el ápice (Figura 3).

Ornamentación dental: Las carenas corren apicobasalmente por toda la corona (Figura 3B), una de

estas carenas se encuentra en el borde mesial y otra en el borde distal. Las carenas son completamente lisas; es decir, que no presentan dentículos (Figura 3D y 3E) (condición no-ziphodonte, Andrade *et al.*, 2010). La superficie lingual de la corona dental está ornamentada con crestas poco prominentes, numerosas y discontinuas, proyectadas desde la base de la corona, sólo algunas de ellas alcanzan el ápice; en cambio, la superficie labial es totalmente lisa (Figura 3A y 3C).

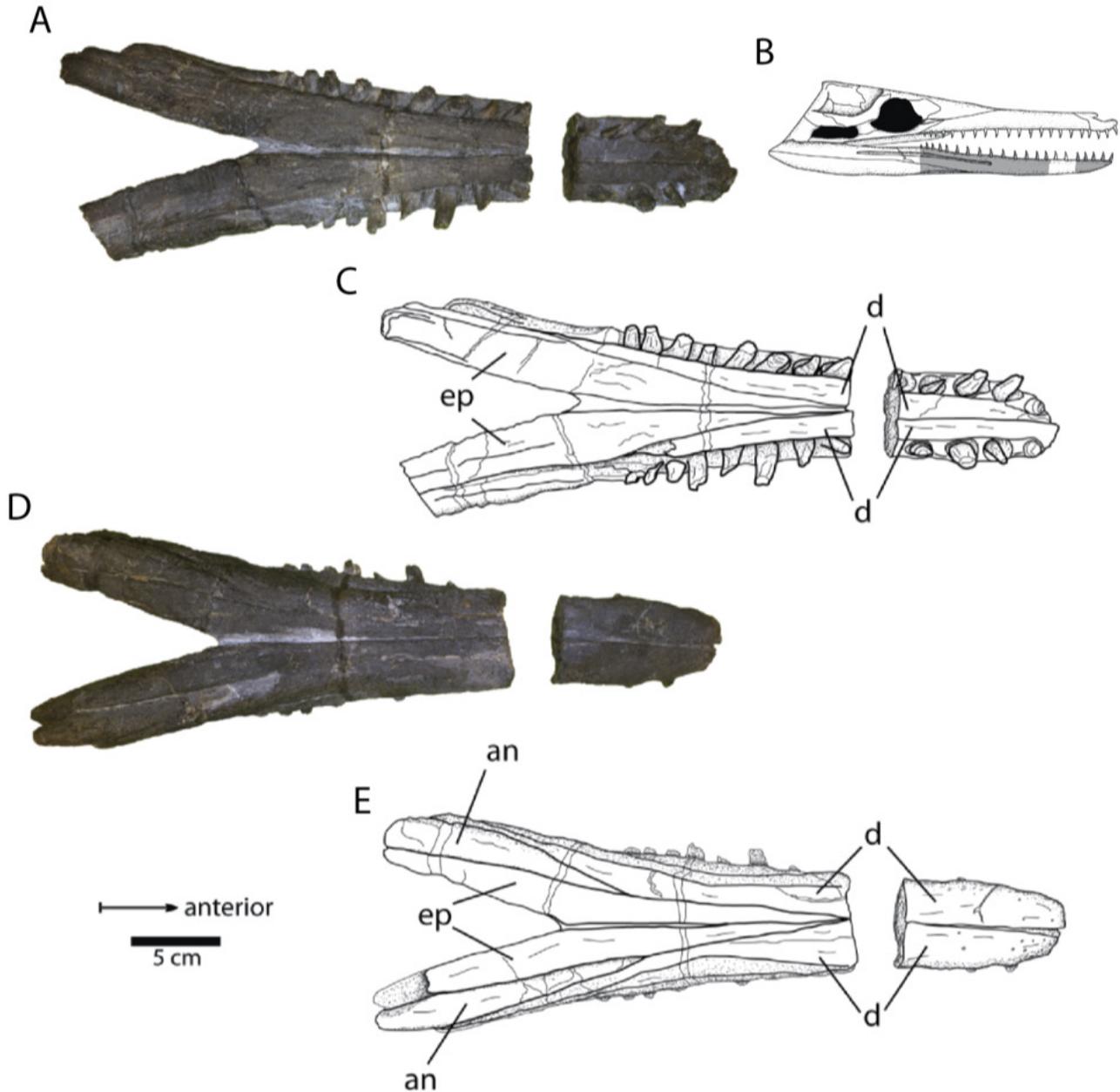


Figura 1. IGM 9516, mandíbula casi completa de Metriorhynchinae indeterminado. A, vista dorsal; B, dibujo vista lateral de cráneo mostrando los elementos conservados; C, dibujo de la vista dorsal; D, vista ventral. E, dibujo de la vista ventral. Abreviaciones: an, angular; ep, esplenial; d, dentario.

Notas taxonómicas

De manera general y a pesar de la naturaleza fragmentaria e incompleta del ejemplar IGM 9516, es posible afirmar que éste es un representante del grupo de los cocodrilos marinos, formalmente conocidos como parte del infraorden Thalattosuchia, con base en un rasgo distintivo. Este ejemplar muestra el surco surangulodentario, característico de los talatosuquios (Young y Andrade, 2009). Si bien, este ejemplar no conserva el surangular, este surco es evidente en ambos dentarios, tal y como ocurre en otros metriorrínquidos observados en este trabajo, incluyendo a *Cricosauria lithograficus* (MOZ-PV-5787), *C. saltillensis* (MUDE CPC 218), *C. vignaud* (UANL FCT-R1), y *Dakosaurus andinensis* (MOZ- 6146).

De manera más particular, IGM 9516 también puede ser señalado como un miembro de la familia Metriorhynchidae, no por la presencia de algún rasgo distintivo, sino por exclusión. Thalattosuchia se compone de las familias Teleosauridae y Metriorhynchidae. Un rasgo especial,

diagnóstico y considerado sinapomórfico de Teleosauridae es el ensanchamiento anterior de la región sinfisial de la mandíbula. En IGM 9516, tal ensanchamiento sinfisial no está desarrollado; por el contrario, su región sinfisial es más bien estrecha, donde los bordes laterales rectos se extienden anteriormente formando un ángulo agudo entre sí; aunque esta condición no es una sinapomorfía, ésta es común entre los talatosuquios no teleosauridos y, por lo tanto, por exclusión permite identificar a los metriorrínquidos.

Finalmente, la familia Metriorhynchidae consta de dos subfamilias, Metriorhynchinae y Geosaurinae (Young y Andrade, 2009); IGM 9516 también puede ser identificado como restos de un miembro de primera de estas subfamilias. Esta conclusión se basa en la presencia de dientes no-zifodontes en este ejemplar. De acuerdo con Young y Andrade (2009) y Young *et al.* (2013a), tal condición se define por la presencia de coronas dentales con carenas sin denticulos verdaderos. En los miembros la subfamilia Metriorhynchinae esa condición es compartida, tal y como

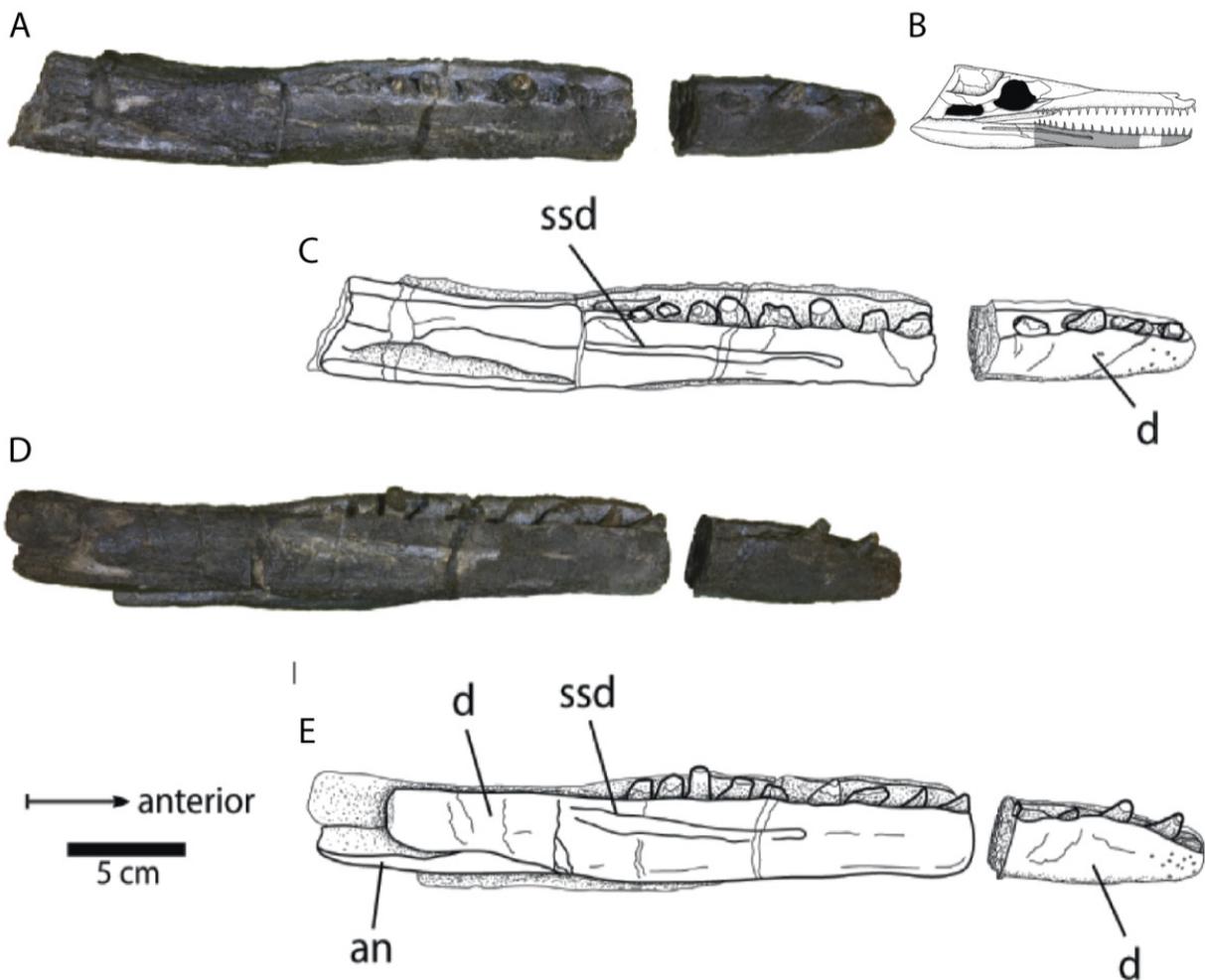


Figura 2. IGM 9516, mandíbula casi completa de Metriorhynchinae indeterminado. A, vista lateral derecha; B, dibujo vista lateral de cráneo mostrando los elementos conservados; C, dibujo de la vista lateral derecha; D, vista lateral izquierda vista lateral derecha; E, dibujo de la vista lateral izquierda. Abreviaciones: an, angular; d, dentario; ssd, surco surangulodentario. Imágenes D y E están invertidas.

se observó en los metriorrínchines estudiados en este trabajo, como son *Cricosaurios araucanensis* (MLP 72-IV-7-1), *C. lithographicus* (MOZ-PV-5787) y *Maledictosuchus muyivijanan* (IGM 4863). En cambio, en los miembros de la subfamilia Geosaurinae las carenas pueden presentar incipientes denticulos distribuidos de manera discontinua a lo largo de la carena como en *Suchodus*, *Tyranoneustes*, “*Metriorhynchus*” *brachirhynchus* (Young *et al.*, 2012; 2013b); o denticulos bien definidos y continuos en una serie a lo largo de la carena como en *Geosaurus* (Andrade *et al.*, 2010) o *Dakosaurus andinensis* (MOZ- 6146). Por otro lado, el espécimen IGM 9516 presenta un surco surangulodentario poco profundo, lo cual difiere de miembros del clado

Geosaurini como *Dakosaurus andinensis* (MOZ- 6146) donde este surco es profundo. Desafortunadamente, los rasgos dentales y mandibulares del espécimen IGM 9516 no son suficientes para identificarlo con mayor precisión taxonómica por lo que es asignado como una especie indeterminada de la subfamilia Metriorhynchinae.

4. Discusión y conclusiones

Inicialmente, en los primeros esfuerzos por abordar el estudio taxonómico de la fauna marina del Llano Yosobé, el ejemplar IGM 9516 fue erróneamente identificado

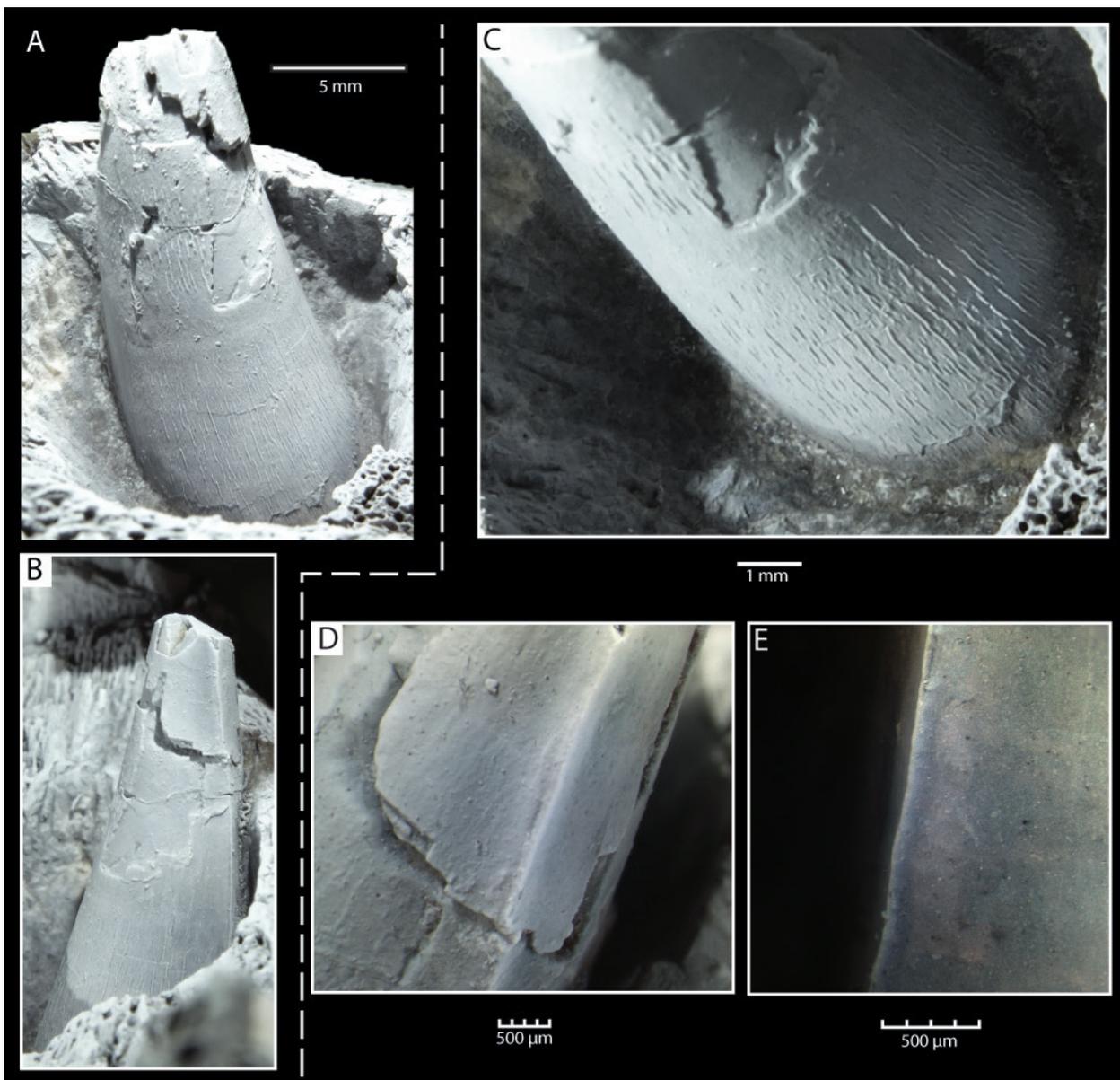


Figura 3. Detalles dentales de IGM 9516, Metriorhynchinae indeterminado. A, vista lingual del diente derecho 2 dentario; B, vista distal del diente derecho 2 dentario; C acercamiento a la sección de la base del diente derecho 2 dentario; D, carena distal del diente derecho 2 dentario; E, carena distal del diente izquierdo 4 dentario.

como restos de un plesiosaurio. En primer lugar, fue señalado como la mandíbula de un polycotylido (Gutiérrez-Zamora, 2011) y subsecuentemente como parte del género *Pliosaurus* Owen, 1841 (Barrientos-Lara, 2013). Con base en el análisis anatómico más preciso desarrollado en este trabajo, es posible precisar la su identidad taxonómica de IGM 9516 como una especie indeterminada de la subfamilia *Metriorhynchinae*.

En México la familia *Metriorhynchidae* está bien representada en distintos depósitos marinos jurásicos de edades comprendidas entre el Títoniano y el Kimmeridgiano (Frey *et al.*, 2002; Buchy *et al.*, 2006, 2007, 2013; Barrientos-Lara, 2013; Barrientos-Lara *et al.*, 2018). Entre estas, el Llano Yosobé, en las cercanías de Tlaxiaco, es una importante localidad por poseer una inusual abundancia de restos de reptiles marinos, incluyendo restos fragmentarios, aislados y elementos articulados de distintos taxa, que hacen de éste el sitio paleontológico del Jurásico más importante al sur de México y toda Norteamérica (Barrientos-Lara, 2013). Cabe señalar que el ejemplar IGM 9516, descubierto en 2008, fue el primer reptil marino colectado en esta localidad. Actualmente, la colección de fósiles del Llano Yosobé albergada en la Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología, en el Campus principal de la UNAM, cuenta con al menos 10 especímenes identificados como restos de distintos taxa de cocodrilomorfos metriorrinquidos. De entre estos ejemplares, ya se han descrito la especie *Maledictosuchus nuyivijanan* (Barrientos-Lara *et al.*, 2018). Si bien, otros ejemplares de los materiales se encuentran en procesos de publicación, los resultados preliminares proporcionados por Barrientos-Lara (2013), señalan que el Llano Yosobé posee una diversidad taxonómica inusual de talatósquios. En este sitio, los ejemplares hasta ahora recuperados incluyen formas de distintos estadios ontogenéticos (adultos y juveniles) que en el futuro permitirán un mejor entendimiento de la variabilidad interespecífica de estos reptiles marinos. Entre los talatósquios encontrados en el Llano Yosobé, también se cuenta con grupos con adaptaciones a distintos hábitos alimenticios (desde piscívoros, teutófagos y hasta macro-depredadores), lo que demuestra que, durante el Jurásico el territorio mexicano fue un sitio que permitió el establecimiento y diversificación de los cocodrilos marinos (Barrientos-Lara, 2013). Sin duda, con el avance en el estudio de restos fósiles de cocodrilos marinos que, de manera creciente, se han venido colectando en México, esta región del continente americano será cada vez más importante para lograr un entendimiento integral de la evolución de *Talattosuchia*.

Agradecimientos

Nosotros agradecemos las oportunas observaciones de los revisores Y. Herrera y G. Carbot-Chanona que

ayudaron a mejorar este trabajo. Por otro lado agradecemos a las personas de la ciudad de Tlaxiaco, especialmente al Sr. J. F. Cisneros, y su sobrino A. A. Cruz por su ayuda en los trabajos de campo. De igual manera, se agradece al personal y estudiantes del Instituto de Geología G. Álvarez-Reyes, A. Alaniz, C. Nuñez-Alfaro, F.T. Gutiérrez-Zamora, A. González-Cervantes, O. Victoriano-Taboada e I.R. Espinoza-Encinas. De manera amable, V. Romero Mayen nos brindó todas las facilidades para tener acceso a los ejemplares fósiles depositados en la Colección Nacional de Paleontología del IGM. La UNAM nos proporcionó el soporte financiero para desarrollar el proyecto paleontológico en el Llano Yosobé a través de las subvenciones DGAPA-PAPIIT IN225008, IN207314 y IN209017. A Mr. J.M. Contreras por la toma de algunos materiales fotográficos usados en este trabajo. M. Reguero, A. Garrido, J. Aguilar, y J.M. Padilla por su apoyo en las visitas a las respectivas colecciones paleontológicas: MLP, MOZ, UANL FCT y MUDE.

Referencias

- Alvarado-Ortega, J., Brito, P.M., 2016, A Jurassic pleuropholid fish (Teleostei, Pleuropholidae) in the North American domain of the Tethys Sea: *Journal of Vertebrate Paleontology*, 36, e1201767.
- Alvarado-Ortega, J., Barrientos-Lara, J.I., Espinosa-Arrubarrena, L., Melgarejo-Damián, M.P., 2014, Late Jurassic marine vertebrates from Tlaxiaco, Oaxaca State, southern Mexico: *Palaeontologia Electronica*, 17, 1.24A, 1–25.
- Andrade, M.B., Young, M.T., Desojo, J.B., Brusatte, S., 2010, The evolution of extreme hypercarnivory in *Metriorhynchidae* (Mesoeucrocodylia: *Thalattosuchia*) based on evidence from microscopic denticle morphology: *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30 (5), 1451–1465.
- Andrews, C.W., 1913, A descriptive catalogue of the marine reptiles of the Oxford Clay, Part II: London UK, British Museum (Natural History), 206 pp.
- Arthaber, G., 1906, Beiträge zur Kenntnis der Organisation und der Anpassungserscheinung des Genus *Metriorhynchus*: *Beiträge zur Paläontologie Österreich-Ungarns und des Orients*, 19(4), 287–320.
- Barrientos-Lara, J.I., 2013, Determinación taxonómica de los reptiles marinos de la Formación Sabinal (Jurásico Superior Kimmeridgiano–Títoniano), Tlaxiaco, Oaxaca: México, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Tesis de Licenciatura, 92 pp.
- Barrientos-Lara, J.I., Alvarado-Ortega, J., 2018, The Jurassic marine reptiles of Mexico, en 5th International Paleontological Congress: Paris, France, International Palaeontological Association, The Fossil week, Abstract Book, 749 pp.
- Barrientos-Lara, J.I., Fernández, M.S., Alvarado-Ortega, J., 2015, Kimmeridgian pliosaurids (Sauropterygia, Plesiosauria) from Tlaxiaco, Oaxaca, southern Mexico: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 32, 293–304.
- Barrientos-Lara, J.I., Herrera, Y.M., Fernández, S., Alvarado-Ortega, J., 2016, Occurrence of *Torvoneustes* (Crocodylomorpha, *Metriorhynchidae*) in marine Jurassic deposits of Oaxaca, Mexico: *Revista Brasileira de Paleontologia*, 19, 415–424.
- Barrientos-Lara, J.I., Alvarado-Ortega, J., Fernández, M.S., 2018, The Marine Crocodile *Maledictosuchus* (*Thalattosuchia*, *Metriorhynchidae*) from the Kimmeridgian Deposits of Tlaxiaco, Oaxaca, Southern Mexico: *Journal of Vertebrate Paleontology*, DOI: 10.1080/02724634.2018.1478419.

- Buchy, M.C., 2008, New occurrence of the genus *Dakosaurus* (Reptilia, Thalattosuchia) in the Upper Jurassic of north-eastern Mexico, with comments upon skull architecture of *Dakosaurus* and *Geosaurus*: Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, 249, 1–8.
- Buchy, M.C., Vignaud, P., Frey, E., Stinnesbeck, W., González, A.H., 2006, A new thalattosuchian crocodyliform from the Tithonian (Upper Jurassic) of northeastern Mexico: Comptes Rendus Palevol, 5, 785–794.
- Buchy, M.C., Stinnesbeck, W., Frey, E., González, A.H., 2007, Première mention du genre *Dakosaurus* (Crocodyliformes, Thalattosuchia) dans le Jurassique supérieur du Mexique: Bulletin Société Géologique de France, 178, 63–69.
- Buchy, M.C., Young, M.T., Andrade, M.B., 2013, A new specimen of *Cricosaurus saltillensis* (Crocodylomorpha: Metriorhynchidae) from the Upper Jurassic of Mexico: evidence for craniofacial convergence within Metriorhynchidae: Oryctos, 10, 9–21.
- Brito, P.M., Alvarado-Ortega, J., Meunier, F.J., 2017, Earliest known lepisosteoid extends the range of anatomically modern gars to the Late Jurassic: Scientific Reports, 17830, 1–8.
- Chiarenza, A.A., Foffa, D., Young, M.T., Insacco, G., Cau, A., Carnevale, G., Catazariti, R., 2015, The youngest record of metriorhynchid crocodylomorphs, with implications for the extinction of Thalattosuchia: Cretaceous Research, 56, 608–616.
- Fernández, M., Gasparini, Z., 2000, Salt glands in a Tithonian metriorhynchid crocodyliform and their physiological significance: Lethaia, 33, 269–276.
- Fernández, M., Gasparini, Z., 2008, Salt glands in the Jurassic metriorhynchid *Geosaurus*: implications for the evolution of osmoregulation in Mesozoic marine crocodyliforms: Naturwissenschaften, 95, 79–84.
- Fernández, M.S., Herrera, Y., 2009, Paranasal sinus system of *Geosaurus araucanensis* and the homology of the antorbital fenestra of metriorhynchids (Thalattosuchia: Crocodylomorpha): Journal of Vertebrate Paleontology, 29(3), 702–714.
- Fernández, M.S., Carabajal, A.P., Gasparini, Z., Chong-Díaz, G., 2011, A metriorhynchid crocodyliform braincase from northern Chile: Journal of Vertebrate Paleontology, 31, 369–377.
- Ferussquia-Villafranca, I., Comas, O., 1988, Reptiles marinos Mesozoicos en el sureste de México y su significación geológica-paleontológica: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología: Revista, 7(2), 168–181.
- Fitzinger, L.J.F.J., 1843, Systema Reptilium, Braumüller et Seidel: Vienna, 106 pp.
- Fraas, E., 1901, Die Meerkrokodile (Thalattosuchia n.g.), eine Sauriergruppe der Jura formation: Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde Württembergs, 57, 409–418.
- Fraas, E., 1902, Die Meer-Crocodilier (Thalattosuchia) des Oberen Juraunter specieller Berücksichtigung von *Dakosaurus* und *Geosaurus*: Palaentographica, 49, 1–79.
- Frey, E., Buchy, M.C., Stinnesbeck, W., López-Oliva, J.G., 2002, *Geosaurus vignaudi* n.sp. (Crocodyliformes: Thalattosuchia), first evidence of metriorhynchid crocodylians in the Late Jurassic (Tithonian) of central-east Mexico (State of Puebla): Canadian Journal of Earth Sciences, 39, 1467–1483.
- Gasparini, Z., Dellapé, D., 1976, Un nuevo cocodrilo marino (Thalattosuchia, Metriorhynchidae) de la Formación Vaca Muerta (Tithoniano) de la Provincia de Neuquén (Argentina): Actas 1º Congreso Geológico Chileno, Santiago, Chile, C1–C21.
- Gasparini, Z., Iturralde-Vinent, M., 2001, Metriorhynchid crocodylians (Crocodyliformes) from the Oxfordian of Western Cuba: Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte, 534–542.
- Gasparini, Z.B., Vignaud, P., Chong, G., 2000, The Jurassic Thalattosuchia (Crocodyliformes) of Chile: a paleobiogeographic approach: Bulletin de la Société Géologique de France, 171, 657–664.
- Gutiérrez-Zamora, F.T., 2011, Estudio sistemático de los vertebrados fósiles de la Cuenca Tlaxiaco, Oaxaca; México: México, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, Informe del Proyecto de Titulación por apoyo a la Investigación, 40 pp.
- Herrera, Y., Fernández, M.S., Gasparini, Z., 2013a, The snout of *Cricosaurus araucanensis*: a case study in novel anatomy of the nasal region of metriorhynchids: Lethaia, 46, 331–340.
- Herrera, Y., Gasparini, Z., Fernández, M., 2013b, A new patagonian species of *Cricosaurus* (Crocodyliformes, Thalattosuchia): first evidence of *Cricosaurus* in middle-Uppers Tithonian lithographic Limestones from Gondwana: Palaeontology, 56 (3), 663–678.
- Herrera, Y., Gasparini, Z., Fernández, M.S., 2015, *Purranisaurus potens* Rusconi, an enigmatic metriorhynchid from the Late Jurassic–Early Cretaceous of the Neuquén Basin: Journal of Vertebrate Paleontology, 35(2), e904790.
- Hua, S., Buffrenil, V., 1996, Bone histology as a clue in the interpretation of functional adaptations in the Thalattosuchia (Reptilia, Crocodylia): Journal of Vertebrate Paleontology, 16, 703–717.
- López-Conde, O., Sterli, J., Alvarado-Ortega, J., Chavarría-Arellano, M., 2017, A new Platycheilyidae (Pan-Pleurodira) from the Late Jurassic (Kimmeridgian) of Oaxaca, Mexico: Papers in Palaeontology, 3, 161–174.
- Owen, R., 1841, Odontography, Part 2, en Owen, R. (ed.), Hippolyte Baillière: London, UK, foreign booksellers to the Royal College of Surgeons, 282–284.
- Pol, D., Gasparini, Z., 2009, Skull anatomy of *Dakosaurus andiniensis* (Thalattosuchia: Crocodylomorpha) and the phylogenetic position of Thalattosuchia: Journal of Systematic Palaeontology, 7, 163–197.
- Rusconi, C., 1948, Nuevo plesiosaurio, pez y langosta del mar jurásico de Mendoza: Revista del Museo Historia Natural de Mendoza, 2, 3–12.
- Smith, J.B., Dodson, P., 2003, A proposal for a standard terminology of anatomical notation and orientation in fossil vertebrate dentitions: Journal of Vertebrate Paleontology, 23(1), 1–12.
- Vignaud, P., Gasparini, Z.B., 1996, New *Dakosaurus* (Crocodylomorpha, Thalattosuchia) from the Upper Jurassic of Argentina: Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, 2, 245–250.
- Walker, A.D., 1970, A revision of the Jurassic reptile *Hallopus victor* (Marsh), with remarks on the classification of crocodylians: Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, 257, 323–372.
- Wieland, G.R., 1910, *Plesiosaurus (Polyptychodon) mexicanus* Wieland: Parergones del Instituto Geológico de México, 3, 359–365.
- Young, M.T., 2006, Evolution and taxonomic revision of the Mesozoic marine crocodyliforms Metriorhynchidae, a phylogenetic and morphometric approach: London, University of London Imperial College, MSc. Thesis, 75 pp.
- Young, M.T., Andrade, M.B., 2009, What is *Geosaurus*? Redescription of *Geosaurus giganteus* (Thalattosuchia: Metriorhynchidae) from the Upper Jurassic of Bayern, Germany: Zoological Journal of the Linnean Society, 157, 551–585.
- Young, M.T., Brusatte, S.L., Ruta, M., Andrade, M.B., 2010, The evolution of Metriorhynchoidea (Mesoeucrocodylia, Thalattosuchia): an integrated approach using geometric morphometrics, analysis of disparity and biomechanics: Zoological Journal of the Linnean Society, 158, 801–859.
- Young, M.T., Bell, M.A., Brusatte, S.L., 2011, Craniofacial form and function in Metriorhynchidae (Crocodylomorpha: Thalattosuchia): modelling phenotypic evolution with maximum-likelihood methods: Biology letters, 7, 913–916.
- Young, M.T., Brusatte, S.L., Andrade, M.B., Desojo, J.B., Beatty, B.L., Steel, L., Fernández, M.S., Sakamoto, M., Ruiz-Omeñaca, J.I., Schoch, R.R., 2012, The cranial osteology and feeding ecology of the metriorhynchid crocodylomorph genera *Dakosaurus* and *Plesiosuchus* from the Late Jurassic of Europe: PLoS ONE, 7(9), e44985.
- Young, M.T., Steel, L., Middleton, H., 2013a, Evidence of the metriorhynchid crocodylomorph genus *Geosaurus* in the Lower Kimmeridge Clay Formation (Late Jurassic) of England: Historical Biology, 26(5), 551–555.

Young, M.T., Andrade, M.B., Brusatte, S.L., Sakamoto, M., Liston, J., 2013b, The oldest known metriorhynchid super-predator: a new genus and species from the Middle Jurassic of England, with implications for serration and mandibular evolution in predacious clades: *Journal of Systematic Palaeontology*, 11(4), 475–513.

Manuscrito recibido: Mayo 3, 2019.

Manuscrito corregido recibido: Junio 11, 2019.

Manuscrito aceptado: Junio 12, 2019.